

MTA DOKTORI ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

**Gyökérkolonizáló nem patogén gombák:
változatosság, taxonómia és vizsgálati
módszereik**

KOVÁCS M. GÁBOR

**Eötvös Loránd Tudományegyetem
Természettudományi Kar
Biológiai Intézet, Növénysszervezettani Tanszék**

BUDAPEST
2017

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	4
2. Célkitűzések	6
3. Az eredmények összefoglalása	8
3.1 Ektomikorrhizák, ECM-képző gombák	8
3.1.1 A <i>Tuber rapaeodorum</i> fajcsoport ektomikorrhizái	8
3.1.2 A <i>Tomentella</i> nemzetség ektomikorrhizái	9
3.1.3 Az <i>Inocybe</i> nemzetség ektomikorrhizái	9
3.2 Arbuszkuláris mikorrhiza, AM-képző gombák	10
3.2.1 A virginiai holdruta AM-képző gombáinak <i>in planta</i> diverzitása	10
3.2.2 Kiskunsági területek AM-képző gombáinak spóraalapú vizsgálata	10
3.2.3 AM-képző gombák molekuláris taxonómiája	11
3.3 Sötét szeptált endofiton (DSE) gombák	12
3.3.1 Kiskunsági homokterületek DSE-gombái	12
3.3.2 DSE-gombák taxonómiája	13
3.3.3 DSE-csoportok funkcionális heterogenitása	14
3.4 Gyökérkolonizáló gombák <i>in planta</i> vizualizációja	14
3.5 Sivatagi szarvasgombák és rokon taxonok	15
3.5.1 Spanyolországi sivatagi szarvasgombák revíziója	15
3.5.2 Egyéb területek sivatagi szarvasgombái	16
3.5.2.1 Dél-Afrika és Ausztrália sivatagi szarvasgombái	16
3.5.2.2 Észak-amerikai <i>Terfezia</i> és rokon fajok	17
3.5.3 A <i>Mattirolomyces terfezioides</i> vizsgálatai	18
3.5.3.1 Ultrastruktúra	18
3.5.3.2 Gazdanövények, szklerócium	19
3.6 Molekuláris taxonómiai és filogenetikai módszerek fejlesztése	19
3.6.1 A gombák DNS-vonalkódja	19
3.6.2 Indel-motívumok nrDNS ITS-alapú filogenetikai elemzésekben	19
4. Saját közlemények jegyzéke	21
4.1 A dolgozatban összefoglalt eredmények alapjául szolgáló publikációk	21
4.2 A dolgozat témájához kapcsolódó egyéb és korábbi publikációk	23
4.3 Egyéb mikológiai publikációk	24
5. Tudománymetriai adatok	24
6. Irodalomjegyzék	25

1. Bevezetés

A gombák szerepe az ökoszisztémák működésében minden túlzás nélkül alapvető, nélkülözhetetlen és evolúciós léptékben is jelentős. Kulcsszerep jutott nekik például a növények szárazföldre „lépésében” és annak meghódításában (KENDRICK és CRANE 1997), lebontó szervezetekként pedig az egyedüli élőlénycsoportként tudják hatékonyan a lignocellulózt a szénkörforgásba visszaforgatni. A növények kórokozó gombáikkal való versenyfutása jelentős, új szelekciós nyomás volt mindkét fél evolúciójában, a mutualista szimbionta gombák pedig lehetővé tették a felszívó szerveken, gyökereken történő hatékony, sőt többször egyedüli lehetséges tápanyagfelvételt a növények számára (SIMON és mtsai. 1993; TAYLOR és OSBORNE 1996; SELLOSE és LE TACON 1998; BRUNDRETT 2002). Természetesen, mivel a gombák nem producens szervezetek, a növényi szénforrásoktól függő viszonyban a növényvilág fejlődése számukra is egyre jelentősebb elterjedési és diverzifikációs lehetőséget teremtett.

Ennek ellenére a gombák nem töltenek be olyan helyet az általános gondolkozásunkban, mint a növények, és ennek talán a legfontosabb oka, hogy életciklusuk jelentős részét rejtőzködve élik. Amennyiben egyáltalán képeznek szabad szemmel is észrevehető, makroszkopikus képleteket, termőtesteket, ezek életciklusuknak arányaihoz képest, és sokszor abszolút értékében is csak nagyon rövid szakaszban jelennek meg. Ráadásul ilyen képleteket csak a gombák kis része képez, és ez az arány különösen alacsony, ha a nagyobb leszármazási vonalakat vesszük számításunk alapjául.

A valódi gombák becsléseink szerint 1–1,5 milliárd évvel ezelőtt jelentek meg az eukarióta élőlények evolúciója során (HEDGES és mtsai. 2004; BHATTACHARYA és mtsai. 2009 és hivatkozásaik), és jelenlegi ismereteink szerint ez a monofiletikus csoport testvércsoportja a komplex soksejtű állatok Metazoa csoportjának (KEELING és mtsai. 2005). Más leszármazási vonalon is kialakultak olyan élőlénycsoportok, melyeket „gombáknak” nevezünk, ilyenek a nyálkagombák csoportjai vagy a Stramenopil leszármazási vonalba tartozó gombák, mint például a petespórás gombák (KEELING és mtsai. 2005). A valódi gombák csoportjába hozzávetőlegesen 120 000 elfogadott, leírt faj tartozik (HAWKSWORTH és LÜCKING 2017), ami figyelembe véve a gombák leágazásának feltételezett idejét és a csoport elterjedtségét, nem tekinthető magas számnak – sőt, kimondottan alacsony, ha az ízeltlábúakra vagy akár egyes virágos növénycsoportok ismert fajgazdagságára gondolunk. Fontos hangsúlyozni, hogy ez csupán a

leírt és elfogadott, nevezéktani szempontból érvényes fajok száma: nagy valószínűséggel, sokkal több faj „vár” még felfedezésre, leírásra. Nagyon széles tartományok között mozognak a még leíratlan fajok számára vonatkozó becslések. Az ismertebb fajszámbecslések legszigorúbbja is 0,7 millióra teszi a gombafajok számát (SCHMIT és MUELLER 2007), míg a legmagasabb fajszámot adó becslés, csak a talajban élőkét 3,1–5 millióra (O'BRIEN és mtsai. 2005). A legtöbbször hivatkozott becslést HAWKSWORTH (1991, 2001) adta, aki 1,5 millióra becsülte a gombafajok számát, sok egyéb mellett pont egy élőhely növény–gomba fajszámarányát, a specificitás kérdését is a becslés alapjául véve. Az egyik legfrissebb becslés ezt a számot 2,2–3,8 millió közé teszi (HAWKSWORTH és LÜCKING 2017). Természetesen óriási különbségek vannak egyes rendszertani csoportok és/vagy földrajzi területek, élőhelytípusok diverzitásának feltártságában.

Ez a feltáratlan diverzitás különösen igaz a növényekkel gyökereiken keresztül kapcsolatban lévő nem patogén gombákra, hiszen ezek alapvetően a talajban találhatók, és bár bizonyos csoportjaik képeznek makroszkopikus termőtesteket, ezek között is vannak olyanok, mint például a szarvasgombák, melyek még makroszkopikus termőtesteiket is a felszín alatt, a talajban hozzák létre. A nem patogén gyökéraszociált gombák ráadásul nem okoznak olyan elváltozásokat a gazdanövényeknél, hogy felszín feletti tünetek jelezzék jelenlétüket. A kevésbé ismert élőhelyek a száraz, fűszáraz területek, holott az ilyen, abiotikus stressznek erősen kitett környezetben a nem patogén gyökérkolonizáló gombáknak, például a növényeket segítő, azok szárazságtűrését növelő mikorrhizaképző gombáknak, vagy az ilyen élőhelyeken gyakori gyökérendofitonoknak különösen nagy szerepük lehet.

Ennek a szerepnek, pontosabban ezeknek a lehetséges szerepeknek a megértéséhez elengedhetetlen a szereplők megismerése, annak tisztázása, feltárása, hogy milyen gombák, gombacsoportok alkotják ezeket a közösségeket. Azonban nem csak a gombaközösségek változatosak. Az természetes, hogy a különböző kompozicionális vagy funkcionális diverzitási kérdések vizsgálatai sokféle módszer alkalmazását igénylik, de ezen túlmenően, az egyes kérdések vizsgálati módszerei az eltérő kölcsönhatási típusoktól és az azokat létrehozó különböző gombacsoportoktól függően is különbözhetnek.

2. Célkitűzések

A jelen dolgozatban bemutatott kutatások célja elsősorban félszáraz, száraz területeken élő, és ezekkel közeli rokonságban álló, nem patogén gyökérkolonizáló gombák diverzitásának feltárása és vizsgálati lehetőségeinek fejlesztése volt.

Habár ezen gombák akár obligát módon is növényasszociáltak, mikocentrikus vizsgálataink az egyes interakció-típusokban résztvevő, különböző gombacsoportok diverzitására irányultak. A kompozicionális diverzitásvizsgálatokhoz vagy azok mellett, akár szűk értelemben vett taxonómiai célkitűzések is kapcsolódnak.

Munkáinkban három kölcsönhatási típusra és ezeket létrehozó gombákra fókuszáltunk, melyek mindegyike akár együttesen is jellemző legfontosabb hazai mintavételi területeink növényeire is, és vizsgáltuk a szintén növényasszociált sivatagi szarvasgombákat és rokoncsoportjaikat is. Módszertani munkáink során az egyes gombacsoportok, kölcsönhatási típusok specifikus vizualizációját tűztük ki célul, és a fajok molekuláris azonosításának és a filogenetikai elemzések fejlesztési lehetőségeinek vizsgálatában is részt vettünk, ezek eredményeit munkáinkban alkalmaztuk is.

A dolgozatban bemutatott kutatások alatt **célunk volt:**

1. Az ektomikorrhizák vizsgálata során

1.1 a „kis fehér” szarvasgombák (*Tuber rapaeodorum* fajcsoport),

1.2 tomentelloid fajok (*Tomentella* spp.),

1.3 és susulyka fajok (*Inocybe* spp.)

diverzitásának ektomikorrhizáikból kiinduló, molekuláris filogenetikai módszerekkel történő vizsgálata, és az eredmények összevetése az ektomikorrhizák morfoanatómiai jellemzőivel és az ECM-képző gombacsoportok taxonómiájával.

2. Az arbuszkuláris mikorrhizák és az AM-képző gombák vizsgálata során

2.1 *in planta* molekuláris diverzitási módszerekkel tisztázni, milyen **AM-képző gombák** kolonizálják a **virginiai holdruta** (*Botrychium virginianum*) **sporofitonjait** annak hazai unikális, kiskunsági élőhelyén,

2.1.1 és az eredmények mutatnak-e összefüggést a páfrány arbuszkuláris mikorrhizájának speciális anatómiájával.

2.2 Kiskunsági homokterületek AM-képző gombaközösségeinek vizsgálata **spóra-alapú** módszerek alkalmazásával, és

2.2.1 részletes jellemzését, taxonómiai leírását adni egy **tudományra új AM-képző gombafajnak**.

2.3 Homokterületekről, száraz élőhelyekről származó tudományra új AM-képző gombák és rokon fajaik taxonómiai kutatásaiban molekuláris filogenetikai módszerek alkalmazásával vizsgálni azok rendszertani helyzetét, és teljessé tenni tudományra új fajok, nemzetségek leírását, valamint a szükséges átsorolásokat.

3. A sötét szeptált endofiton (DSE) gombák vizsgálata során

3.1 kiskunsági élőhelyek gyökérendofiton gombaközösségeinek kompozícionális diverzitásának feltárása, a DSE-csoportokat azonosítása, és

3.1.1 tisztázni, melyek tekinthetők gyakori, generalista csoportoknak.

3.2 Ezen csoportok közül a **tudományra új, nem azonosított leszármazási vonalak** részletes, polifázikus **taxonómiai, filogenetikai vizsgálata**.

3.3 Annak vizsgálata, hogy a taxonómiai diverzitás mellett kimutatható-e **ezen DSE-gombacsoportok funkcionális sokszínűsége**.

4. Az *in planta* vizualizációs módszerfejlesztés során

akár egy növényben együtt is előforduló kölcsönhatási típusokat létrehozó különböző gombák **specifikusan** és **szimultán** is alkalmazható ***in planta* megjelenítésének** megvalósítása, ehhez a **fluorszcens *in situ* hibridizáció** (rRNA FISH) eljárás adaptálása és továbbfejlesztése.

5. A sivatagi szarvasgombák és rokonsági köreik vizsgálata során

5.1 spanyolországi *Terfezia* példányok egy gyűjteményi revíziója, illetve a nemzetség diverzitásának vizsgálata,

5.1.1 és egy **tudományra új faj** leírása.

5.2 Egyéb területekről származó minták vizsgálatával

5.2.1 dél-afrikai és ausztrál sivatagi szarvasgombák taxonómiai, filogenetikai viszonyainak tisztázása, és

5.2.2 az Észak-Amerikából korábban ***Terfezia*-ként leírt fajok** és ezek rokon taxonai teljes revíziójának elvégzése.

5.3 A ***Mattiolomyces*** nemzetség, kiskunsági homokterületeken gyakori típusfajának termőtestein az **ultrastrukturális jellemzők** vizsgálata, továbbá a faj Kunfehértói holdrutás erdei élőhelyén a potenciális növénypartnereinek vizsgálata.

6. A molekuláris taxonómiai és filogenetikai módszerek fejlesztése során

6.1 a sivatagi szarvasgombákon végzett munkáinkkal csatlakozva egy nemzetközi konzorciális kutatáshoz, a **gombák általános DNS-vonalkódjának** meghatározása.

6.2 Annak vizsgálata, hogy különböző elemzési módok és az illesztésekben a molekuláris evolúciós **indel-események** „lenyomatainak” **használata** miként emelheti a gombák nrDNS ITS-alapú filogenetikai elemzéseinek megbízhatóságát.

3. Az eredmények összefoglalása

A jelen dolgozatban bemutatott kutatások elsősorban a félszáraz, száraz területeken élő és ezekkel közeli rokonságban álló, nem patogén gyökérekolonizáló gombák rejtőzködő diverzitásának feltárására, valamint vizsgálati lehetőségeinek fejlesztésére irányultak.

Mikocentrikus vizsgálataink az eltérő interakció-típusokban résztvevő, különböző gombacsoportok diverzitására irányultak, és a kompozicionális diverzitásvizsgálatok során törekedtünk a felmerülő taxonómiai kérdések tisztázására. Különböző vizsgálati lehetőségeket alkalmazva, akár fejlesztve azokat, három kölcsönhatási típusra és az ezeket létrehozó gombákra, és a növényasszociált sivatagi szarvasgombákra és rokonsoportjaikra fókuszáltunk.

3.1 Ektomikorrhizák, ECM-képző gombák

Az ECM-képző gombáknak a kolonizált gyökérvégekből kiinduló vizsgálata az egyedüli eljárás, melynek alkalmazása esetén az eredményeink arról is információt adnak, hogy milyen növényvel áll kapcsolatban egy-egy gombataxon. Az ektomikorrhizák morfo-anatómiai jellemzői akár taxonspecifikusak is lehetnek, árulkodhatnak esetleg funkcionális különbségekről, és például az ECM-mintákon alapuló molekuláris diverzitási vizsgálatoknál segíthetik a feldolgozás előtti mintaszűrést vagy a vizsgálni tervezett ECM-képző gombacsoport mikorrhizáinak összegyűjtését. Három különböző nemzetség ECM-szintű vizsgálata során minden esetben a nrDNS ITS-szakasz szekvenciáinak meghatározásával és elemzésével azonosítottuk a gombapartnereket.

3.1.1 A *Tuber rapaeodorum* fajcsoport ektomikorrhizái

A döntő többségében alföldi erdőkből származó „kis fehér” szarvasgombák (Ascomycota, *Tuber* nemzetség, *Tuber rapaeodorum* fajcsoport, (/puberulum, /maculatum leszármazási vonalak *sensu* BONITO és mtsai. 2010) ektomikorrhizáiból nyert szekvenciák és a fajcsoport adatbázisokban elérhető adataival együtt végzett filogenetikai elemzésekben az ECM-mintáinkat képző gombák öt csoportba rendeződtek, melyek közül elemzéseink alapján hármat tekinthetünk fajszerint azonosítottak. Az ECM-anatómiájukban nagyon hasonló csoportok nrDNS ITS-szekvenciáikban jelentősen különböztek. Kimutattuk, hogy a fajcsoport nagyobb kládjait az ITS1-szakasz jelentős méretbeli különbsége jellemezte, és ez az illesztések után egy jellegzetes, a csoportokhoz köthető indel-mintázatot eredményezett.

3.1.2 A *Tomentella* nemzetség ektomikorrhizái

Molekuláris filogenetikai elemzéseinkben a leginkább alföldi erdőkből származó magyarországi tomentelloid szekvenciákat egészítettük ki hazai bükkösökből származó tomentelloid ECM-szekvenciákkal, így az összes magyarországi tomentelloid ECM-mintából származó ITS-szekvenciát elemeztük együtt, hasonló, adatbázisokban elérhető *Tomentella* (Basidiomycota) nrDNS ITS-szekvenciákkal. Elemzéseink alapján kimutattuk, hogy ezek összesen 18 kládba rendeződtek, mely csoportokra, ellentétben a kis fehér szarvasgombákkal és a susulykákkal, markánsan különböző ECM-anatómia is jellemző. Eredményeinknek megfelelően, a csoportok közül összességében 15 kládot fajsztinon azonosítottunk tekinthetünk, melyek közül csak egynek volt termőtest alapú előfordulási adata Magyarországról. A 18 klád közül háromban fordultak elő mind bükkösökből, mind pedig alföldi erdőkből származó tomentelloid ECM-minták. Kilenc csoportba csak alföldi erdőkből, míg hat csoportba csak bükkösökből származó tomentelloid taxonok rendeződtek. Elemzésünkkel fajsztinon azonosítottunk öt korábban azonosítatlan tomentelloidként leírt morfotípust. A nemzetségben belüli tisztázatlan filogenetikai viszonyokat azonban az ITS-szekvenciák indel-karakterinek elemzésbe vonásával sem lehetett feloldani.

3.1.3 Az *Inocybe* nemzetség ektomikorrhizái

A szintén bazídiumos gombák közé tartozó, bonyolult taxonómiájú susulyka (*Inocybe*) nemzetség fülöpházi félszáraz homokterületen gyűjtött, ECM-képző növényekről származó mintáiból kapott szekvenciákat elemeztük együtt adatbázisokból származó szekvenciákkal. Megállapítottuk, hogy a fülöpházi minták hét *Inocybe* taxont képviselnek, melyek közül öt esetében fajsztinon azonosítottuk a gombapartneret. Ezek közül három fajnak ez az első dokumentált magyarországi előfordulása. Annak ellenére, hogy az egyes *Inocybe* csoportok határozottan elkülönültek egymástól a filogenetikai elemzésekben, morfotípusaik anatómiája nagyon hasonló volt. Két *Inocybe* fajt is kimutattunk a területre betelepített, behurcolt *Pinus nigra* gyökerein, ezek közül az egyiket két honos növényfajon (*Populus alba* és *Salix rosmarinifolia*) is megtaláltuk, mely mutatja, hogy a területen invazívnek is tekinthető fenyőfaj szimbiózist képes kialakítani a terület honos növényeinek ECM-képző gombáival is.

3.2 Arbuszkuláris mikorrhiza, AM-képző gombák

AM-képző gombákat többféle módszerrel vizsgálhatjuk. Egyes növények gyökerének vizsgálata a kolonizációról adhat támpontot, azonban a gyökéren belüli kolonizációs jellemzők leginkább funkcionális információt adhatnak, de nem használhatók AM-képző gombák azonosí-

tására. A növények gyökereiből molekuláris módszerekkel vizsgálhatjuk az AM-képző gombák *in planta* diverzitását. Talajmintákból kiindulva, a gombák ivartalan spóráinak kimosása, válogatása, spóraalapú határozása alapján is képet kaphatunk egy-egy élőhely AM-képző gombaközösségéről.

7.2.1 A virginiai holdruta AM-képző gombáinak *in planta* diverzitása

A *Botrychium virginianum* sporofiton AM-képző gombáinak *in planta* diverzitási vizsgálataihoz a páfrány unikális hazai élőhelyén, a Kunfehértói holdrutás erdőben, több egyedről gyűjtött gyökérmintákból indultunk ki. A REDECKER-féle (REDECKER 2000; REDECKER és mtsai. 2003) és a WUBET-féle (WUBET és mtsai. 2006) primerrendszereket használtuk és mindkét esetben 5–6 AM-képző gombafilotípust mutattunk ki a sporofitonok gyökereiből, melyek többsége az elemzések idején „*Glomus* A csoportnak” nevezett (*sensu* SCHWARZOTT és mtsai. 2001) kládba tartozott. A holdrutát kolonizáló AM-képző gombák – az adott markerek által lehetővé tett elemzési szinten – nem voltak egyediek, nem bizonyultak specifikusnak, más területekről is kimutatták azokat, és/vagy széles körben elterjedt, gyakori AM-képző gombacsoportokat reprezentáltak. Ez alapján megállapítottuk, hogy a korábban általunk leírt (KOVÁCS és mtsai. 2003) egyedi, robusztus, fosszilis arbuszkulum-struktúrákra (STUBBLEFIELD és mtsai. 1987) hasonlító AM-anatómiát, szerveződést nagy valószínűséggel az ősi növényi leágazást reprezentáló páfrány határozza meg.

Világviszonylatban az elsők között közöltünk páfrányokról származó, AM-képző gomba *in planta* molekuláris diverzitási adatokat. Ezen vizsgálat során, Magyarországon először alkalmaztunk molekuláris módszereket AM-képző gombák diverzitásának vizsgálatához, és ezek voltak az első ilyen jellegű publikált adatok AM-képző gombákról a Kárpát-medence természetes élőhelyeiről.

7.2.2 Kiskunsági területek AM-képző gombáinak spóraalapú vizsgálata

Három mintavételi helyről (bugaci ősbörökás, fülöpházi homokpusztagyep, tatárszentgyörgyi területek) származó talajmintákból spóravizsgálatok alapján jellemeztük az AM-képző gombaközösség összetételét. A vizsgálatokkal összesen 31, gyakoriságukban jelentősen különböző AM-képző gombafaj jelenlétét mutattuk ki. Mivel a Magyarországról korábbról ismert mind a hat fajt megtaláltuk, eredményeink 25 faj esetében az első hazai előfordulási adatot jelentetik. Már morfológiai alapon is tudományra új fajnak ígérkezett egy izolátum, és ezt a részletes anatómiai jellemzésén túl, a LEE-féle (LEE és mtsai. 2008) és a KRÜGER-féle primerrendszer (KRÜGER és mtsai. 2009) alkalmazásával nyert szekvenciák molekuláris filogenetikai elemzése is megerősítették. A filogenetikai elemzésekhez a nyilvános adatbázisokból szár-

mazó adatokon túl, a nemzetség három további fajából is nyertünk átfedő szekvenciákat. A Bugacról izolált, tudományra új AM-képző gombafajt

Diversispora jakucsiae Błaszcz., Balázs & Kovács, **sp. nov.**

néven írtuk le.

7.2.3 AM-képző gombák molekuláris taxonómiája

A homokterületek, homokdűnék speciális élőhelyek, tápanyagban is szegények és a talaj vízmegtartó képessége nagyon rossz. Elsősorban az ilyen élőhelyek AM-képző gombáira és ezek rokonfajaira fókuszáló taxonómiai kutatásokba bekapcsolódva, a legtöbb esetben „glomoid”, hialin spórás izolátumok molekuláris filogenetikai vizsgálatát végeztük. Különböző primerrendszerekkel, különböző nrDNS-szakaszokat vizsgáltunk és elemeztünk, majd annak elterjedése után, a KRÜGER-féle primerrendszerrel (KRÜGER és mtsai. 2009) a korábban leírt fajokat is újravizsgáltuk. A szekvenált lókuszok alapján minden esetben vizsgáltuk, hogy molekuláris diverzitási munkákban kimutatták-e korábban a taxont, ezzel is információt szerezve a faj az elterjedési, élőhelyi jellemzőiről.

Ezen munkák során összesen 12 tudományra új faj és két új nemzetség (és ezekben öt új kombináció) leírásában vettünk részt.

Az alábbiakban a fajok neveinek publikálásának sorrendje szerint haladva kerülnek felsorolásra a taxonok. Minden esetben, ha változott a nemzetségnév, az a név (bazoním) szerepel előbb, melyet a faj leírásakor használtunk. Amennyiben az új nemzetséget is mi írtuk le, úgy a kombináció neve az eredeti faj neve (bazoním) alatt előbb szerepel, mint külön a nemzetség neve. Más kutatók által leírt kombinációk zárójelben vannak feltüntetve.

Glomus perpusillum Błaszcz. & Kovács, **sp. nov.**

Kamienskia perpusilla (Błaszcz. & Kovács) Błaszcz., Chwat & Kovács, **comb. nov.**

Glomus achrum Błaszcz., D. Redecker, Koegel, Schützek, Oehl & Kovács **sp. nov.**

Dominikia achra (Błaszcz., D. Redecker, Koegel, Schützek, Oehl & Kovács) Błaszcz., Chwat & Kovács **comb. nov.**

Glomus bistratum Błaszcz., D. Redecker, Koegel, Symanczik, Oehl & Kovács **sp. nov.**

Kamienskia bistrata (Błaszcz., D. Redecker, Koegel, Symanczik, Oehl & Kovács) Błaszcz., Chwat & Kovács **comb. nov.**

Glomus africanum Błaszcz. & Kovács, **sp. nov.**

(*Funneliformis africanum* (Błaszcz. & Kovács) C. Walker & A. Schüßler, **comb. nov.**)

(*Septoglomus africanum* (Błaszcz. & Kovács) Sieverd., G.A. Silva & Oehl, **comb. nov.**)

Glomus iranicum Błaszcz., Kovács & Balázs, **sp. nov.**

Dominikia iranica (Błaszcz., Kovács & Balázs) Błaszcz., Chwat & Kovács, **comb. nov.**

Paraglomus majewskii Błaszcz. & Kovács, **sp. nov.**

Septoglomus fuscum Błaszk., Chwat & Kovács, Ryszka, **sp. nov.**

Septoglomus furcatum Błaszk., Chwat & Kovács, Ryszka, **sp. nov.**

Diversispora varaderana Błaszk., Chwat, Kovács & Góral ska, **sp. nov.**

Diversispora peridiata Błaszk., Chwat, Kovács & Góral ska, **sp. nov.**

Diversispora slowinskiensis Błaszk., Chwat, Kovács & Góral ska, **sp. nov.**

Dominikia Błaszk., Chwat & Kovács, **gen. nov.**

Dominikia disticha Błaszk., Chwat & Kovács, **sp. nov.**

Dominikia minuta (Błaszk., Tadych & Madej) Błaszk., Chwat & Kovács, **comb. nov.**

(további új kombinációkat lásd feljebb)

Kamienskia Błaszk., Chwat & Kovács, **gen. nov.**

(új kombinációkat lásd feljebb)

7.3 Sötét szeptált endofiton (DSE) gombák

A növények gyökereit a különböző mikorrhizaképző gombák mellett endofiton gombák is kolonizálják. Széles körben elterjedtek és különösen erős abiotikus stressz jellemezte élőhelyeken gyakoriak a leginkább tömlősgombák közé tartozó gyökérendofitonok, melyek között el szokták különíteni a melanizált hifájú, úgynevezett sötét szeptált endofiton (DSE) formacsoportot (JUMPPONEN és TRAPPE 1998; RODRIGUEZ és mtsai. 2009).

7.3.1 Kiskunsági homokterületek DSE-gombái

Kiskunsági homokterületek DSE-gombaközösségeinek kompozicionális diverzitási vizsgálata során nyolc honosnak tekinthető és három inváziós növényfaj gyökereiből izoláltunk összesen 296 gombatorzset. Ezek nrDNS ITS-szekvenciáinak elemzése alapján egy kivétellel mind tömlősgombának bizonyultak, és a filogenetikai analízisek alapján 41 csoportot különítettünk el. Ezen csoportok reprezentánsait egy inokulációs rendszerben vizsgáltuk, és azokat a törzseket és reprezentált csoportjaikat tekintettük DSE-gombáknak, melyek nem okoztak látható kóros tüneteket az inokulált növényeken, kolonizálták a gyökereket, és létrehozták a jellegzetes mikroszkleróciumokat. Ezek alapján 14 csoportról igazoltuk, hogy DSE-gombának tekinthetők, egy csoportról pedig később igazoltuk, hogy valójában két külön nemzetséget reprezentál. A DSE-csoportok közül a vizsgálatunkkor öt olyan volt, melyet csak rend szinten tudtunk azonosítani, míg a legalább nemzetség szinten azonosított DSE-csoportok között számos jól ismert gyökérendofiton taxon előfordulását igazoltuk, mint például a *Rhizopycnis vagum*, *Periconia macrospinoso*, *Curvularia* sp., *Microdochium bolley* vagy éppen a *Fusarium* nemzetség endofiton leszármazási vonalainak képviselőit.

Egy sikeres inváziós növény, ha egyáltalán mutualista szimbiózist létesít, nem függhet specifikus partnertől, partnercsoporttól. Ezt megfordítva, *azt a munkahipotézist állítottuk fel, hogy azon endofitonok, melyek mind a honos, mind az adott területen inváziós növényeket kolonizálják, generalistának tekinthetők.* Összevetéseink alapján megállapítottuk, hogy a vizsgált területeken gyakori DSE-csoportok mind honos, mind inváziós fajokról is előkerültek, így azok generalistának tekinthetők, és rájuk sem területspecificitás, sem szezonális nem jellemző. Világviszonylatban sem ismertünk olyan egyéb korábbi tanulmányt, ami vizsgálta volna inváziós növények endofiton közösségeit, és összehasonlította volna azt a területen honos növények gyökérendofitonjaival. Ezek voltak Magyarország területéről az első gyökérendofitonokra vonatkozó eredmények.

Az általunk azonosított DSE-közösség, különösen ennek általánosan előforduló („core”) tagjai megegyeznek más földrajzi területek, kontinensek hasonló, száraz, félszáraz füves élőhelyeiről származó gyökérendofiton közösségek „core” tagjaival. Az észak-amerikai területekre megfogalmazott korábbi hipotézist (KHIDIR és mtsai. 2010) saját eredményeink, és további területekről származó adatok alapján kiterjesztettük: száraz, félszáraz területek fűféléinek gyökérendofiton közösségeinek hasonlósága több kontinensre kiterjedően is megfigyelhető.

7.3.2 DSE-gombák taxonómiája

A Pleosporales rendbe tartozó, három nem azonosított DSE-csoportot további izolátumokkal egészítettük ki, és összesen 40 izolátum polifázikus taxonómiai vizsgálatát végeztük el. A morfológiai, anatómiai és a sporulációs vizsgálatokat többlókuszos filogenetikai elemzésekkel egészítettük ki. Ez utóbbi számításokhoz meghatároztuk az nrDNA három szakasza (SSU egy része, teljes ITS és az LSU egy része) mellett az aktin (*ACT*), tubulin (*TUB*), calmodulin (*CAL*) és az elongációs faktor (*TEF*) szekvenciáit. Egy osztály-, egy család- és nemzetségszintű elemzésünk egyértelműen alátámasztotta, hogy mindhárom csoport elkülönül a Massarineae alrend ismert nemzetségeitől. Leírásuk időpontjában tudományra új monotipikus nemzetséggént írtunk le egy-egy tudományra új fajjal két nemzetséget:

Aquilomyces patris D.G. Knapp, Kovács, J.Z. Groenew. & Crous, **gen. & sp. nov.**

Flavomyces fulophazii D.G. Knapp, Kovács, J.Z. Groenew. & Crous, **gen. & sp. nov.**

Az izolátumok növekedési jellemzői alapján is a legváltozatosabb csoport elemzése alapján a tudományra új nemzetségben hat tudományra új fajt is leírtunk:

Darksidea D.G. Knapp, Kovács, J.Z. Groenew. & Crous, **gen. nov.**

Darksidea alpha D.G. Knapp, Kovács, J.Z. Groenew. & Crous, **sp. nov.**

Darksidea beta D.G. Knapp, Kovács, J.Z. Groenew. & Crous, **sp. nov.**

Darksidea gamma D.G. Knapp, Kovács, J.Z. Groenew. & Crous, **sp. nov.**

Darksidea delta D.G. Knapp, Kovács, J.Z. Groenew. & Crous, **sp. nov.**

Darksidea epsilon D.G. Knapp, Kovács, J.Z. Groenew. & Crous, **sp. nov.**

Darksidea zeta D.G. Knapp, Kovács, J.Z. Groenew. & Crous, **sp. nov.**

Ez a nemzetség széles körben elterjedt, nem csak a vizsgálati területeinken gyakori DSE-gombacsoport. A *Darksidea* nemzetség izolátumainál sikerült ivaros sporulációt indukálni, fejlett, spórákkal rendelkező aszkuszokat tartalmazó zárt termőtestek alakultak ki. Minden kétséget kizáró, ivaros termőtestképzésre a DSE-gombák körében ez az első és mindeddig az egyetlen példa, hiszen számtalan megismételt próbálkozás ellenére sem sikerült az ivaros termőtestképzést újra indukálni.

7.3.3 DSE-csoportok funkcionális heterogenitása

A DSE-gombák nem jelentenek rendszertanilag egységes csoportot, és a kiskunsági homokterületek 15 különböző DSE-taxonja funkcionális értelemben is heterogén volt. Reprezentatív törzsek konstitutív enzimtermelésének és szénforrás-hasznosításának vizsgálatával jelentős interspecifikus funkcionális heterogenitást mutattunk ki. Az elemzések során a gombák rendszertani csoportjaik alapján elkülönültek, de fő gazdakörönként jelentősen átfedtek. Ezen fő kategóriák alapján vizsgálva a hasznosított szénforrásokat, megállapíthattuk, hogy a fűfélék endofitonjai és a nem fűfélékre jellemző endofitonok csoportjai külön-külön is a teljes szénforrás-repertoárt használni tudták. Ez, a nagyobb növénycsoportok gyökérendofiton csoportjaiban kimutatott komplementáris enzimspektrum beleillik a „növényi holobiont” (VANDENKOORNHUYSE és mtsai 2015) elméletbe. A DSE-közösségben jellemző funkcionális diverzitás különös szereppel bírhat tápanyagszegény előhelyeken.

7.4 Gyökérkolonizáló gombák *in planta* vizualizációja

Az általunk is vizsgált különböző kölcsönhatástípusokat (ECM-, AM-, DSE-kolonizáció) más-más gombacsoportok képzik, viszont sokszor akár egy növényegyed egyazon gyökérszakaszán is előfordulhatnak különböző kolonizáció típusok. Sok vizsgálatnál merülhet fel igény arra, hogy lokalizálni tudjunk egy-egy adott taxont, a gyökereken belüli specifikus vizualizációhoz az RNS fluoreszcens *in situ* hibridizáció (FISH) technikát adaptáltuk. A riboszomális RNS-ekre hibridizáló próbák használatával értük el, hogy ne csak a sejtmagban kapjunk fluoreszcens jelet, és a vizualizáció eredményei a gombák életképességével, metabolikus aktivitásával is összefüggésbe hozhatók legyenek. A szakirodalomból ismert próbák mellett, általáno-

san használt, csoportspecifikus PCR-primerek alapján kialakított és magunk tervezte próbákat is használtunk. Természetes és mesterségesen létrehozott mintákon is alkalmazni tudtuk ezeket ECM-, AM- és DSE-kolonizációk vizualizációjára. A különböző fluorofórokkal kapcsolt próbák segítségével sikerült gyökérben szimultán és specifikusan megjeleníteni endofiton és AM-képző gomba együttes kolonizációját. Munkánk során sikerült először nem transzformált, különböző gombacsoportokat specifikusan, és akár két különböző csoportot szimultán módon is megjeleníteni növényeken belül.

7.5 Sivatagi szarvasgombák és rokon taxonok

A gombák egyes jellemzői összefüggésben állhatnak a száraz élőhelyekhez történő adaptációval, ilyen például a termőtestképzés eltolódása a zárt formák és a földfelszín alatti kialakítás felé. A záródó, föld alatt képzett termőtest nem ritka a gombák körében, és számos, különböző élőhelyeken előforduló leszármazási vonalon előfordul (THIERS 1984). A termőtestképzésben is megnyilvánuló élőhelyhez való alkalmazkodás talán leginkább egyértelmű példáit az úgynevezett sivatagi szarvasgombák adják. Egy adott élőhely, partnernövény vagy rendszertani csoport gyökérkolonizáló gombáit tanulmányozhatjuk úgy is, hogy a gombák termőtesteinek vizsgálatából származnak adataink.

7.5.1 Spanyolországi sivatagi szarvasgombák revíziója

A madridi Királyi Botanikus kert (RJB – Real Jardín Botánico) herbáriumának gombagyűjteményében (MA-Fungi) a sivatagi szarvasgombák legismertebb nemzetségének gyűjteményi revíziója során 110 *Terfezia* fajként deponált példány részletes mikroszkópos vizsgálatát és 71 példányból kiindulva, molekuláris filogenetikai elemzéseket végeztünk. A gyűjteményben előforduló *Terfezia arenaria* és *Terfezia claveryi* fajok morfológiai alapon is jól azonosíthatók voltak, és az nrDNA ITS-szekvenciák alapján végzett molekuláris elemzésekben is erősen támogatott, elkülönülő kládokat alkottak. A *Terfezia leptoderma* és *Terfezia olbiensis* fajokként deponált gyűjtések mind morfológiai, mind molekuláris filogenetikai szempontból nagy változatosságot mutattak, és legalább négy kládba rendeződtek, melyek nem alkottak együtt monofiletikus csoportot. Ezek közül anatómiai jellemzők alapján, egyhez hozzá rendelhettük a *Terfezia leptoderma* nevet, és a többi csoportra, mint *Terfezia olbiensis* fajkomplexxént tekintettünk, azon nevezéktani probléma miatt is, hogy hat korábban publikált név „tartozik” ehhez a csoporthoz. Ezek elterjedt, szinonimként való kezelése az általunk talált heterogenitás alapján nem feltétlenül indokolt. Több esetben detektáltunk termőtesten belüli nrDNA ITS-heterogenitást, a *Terfezia olbiensis* fajkomplex egy kládjában hat esetben is, melyekben kló-

nozás után termőtestenként különböző számú ITS-haplotípust azonosítottunk, és volt olyan termőtest, melyben két haplotípus akár 12 karakterben is különbözött.

A revízió során három gyűjtés esetében a termőtestek egyedi karakterkombinációi, a retikulált spóra és a sejtes szerveződésű perídium is egy új taxonra utaltak, ezt a molekuláris filogenetikai elemzések is megerősítették. A példányokból nyert szekvenciák határozottan elkülönülő, a tüskés spórájú *Terfezia* kládok közé ékelődő csoportot alkottak. Ezt a tudományra új sivatagi szarvasgombafajt

***Terfezia alsheikhii* Kovács, M. P. Martín & Calonge sp. nov.**

néven írtuk le.

Szintén egy tévesen határozott példányról megállapítottuk, hogy valójában a Magyarországon gyakori, a kiskunsági elegyes akácosokban is gyakran gyűjthető, homoki szarvasgomba (*Mattirolomyces terfezioides*) egy termőteste, melyet Madrid belterületén gyűjtöttek. Ez amellett, hogy Spanyolországra új adat, a faj jelenleg ismert legdélebbi és legnyugatibb lelőhelye.

7.5.2 Egyéb területek sivatagi szarvasgombái

A *Terfezia* fajokat nem csak a Mediterrán régió, Észak-Afrika, és a Közel-Kelet sivatagos, félszáraz területeiről, de más hasonló élőhelyekről, például Dél-Afrikából is leírtak korábban, ahol hasonlóan az észak-afrikai és közel-keleti régiókhoz vagy épp ausztrál területekhez, a különböző sivatagi szarvasgombák nagy szerepet játszottak, játszanak az ott élő őslakosok életében (SHAVIT 2014).

7.5.2.1 Dél-Afrika és Ausztrália sivatagi szarvasgombái

Az ausztrál területekről négy, korábban már ismert faj (*Elderia arenivaga*, *Mycoclelandia arenacea*, *Mycoclelandia bulundari*, *Redellomyces westraliensis*) esetében a molekuláris filogenetikai vizsgálatok megerősítették azok taxonómiai helyzetét és családbesorolását is, a filogenetikai elemzésekben az *Elderia* és a *Mycoclelandia* nemzetségek a Pezizaceae, míg a *Redellomyces* nemzetség a Tuberaceae családba rendeződött.

Ausztrál területekről egy sivatagi szarvasgomba morfológiai és molekuláris filogenetikai elemzése is megalapozottá tette, hogy egy tudományra új fajt írjunk le, mely egy eddig nem ismert, tudományra új nemzetséget képvisel a csészegombafélék családjában (Pezizaceae):

***Ulurua nonparaphysata* Trappe, Claridge & Kovács, gen. & sp. nov.**

Korábban nem azonosított sivatagi szarvasgomba példányok esetében jellegzetes anatómiai jellemzők és a molekuláris filogenetikai elemzések igazolták, hogy a *Mattirolomyces* nemzettségbe tartoznak és tudományra új fajként írtuk le:

***Mattirolomyces mulpu* Kovács, Trappe & Claridge, sp. nov.**

Dél-afrikai sivatagos területekről korábban *Terfezia* fajként leírt sivatagi szarvasgomba példányok vizsgálata során mind az anatómiai vizsgálatok, mind a molekuláris filogenetikai elemzések egyértelművé tették, hogy ez a faj is a *Mattirolomyces* nemzetség képviselője, ezért szükséges volt átsorolni. Így publikáltuk, egy hibás névközlés után, a

Mattirolomyces austroafricanus (Trappe & Marasas) Kovács, Trappe & Claridge, **comb. nov.** új kombinációt.

7.5.2.2 Észak-amerikai *Terfezia* és rokon fajok

Észak-Amerikában három szarvasgombafajt írtak le korábban a *Terfezia* nemzetségbe tartozóként. Ezen fajok lehető legtöbb példányának revíziója során további, morfológiai alapon közeli rokonnak tartott, de pontosan meg nem határozott anyagokat, illetve nemzetségbeli hovatartozás miatt további, Észak-Amerikából származó fajokat is vizsgáltunk.

Az Asa Gray diszjunkciót mutató, egykori *Terfezia gigantea* faj Japán és az Egyesült Államok területéről származó anyagainak feldolgozását transzmissziós elektronmikroszkópos vizsgálatokkal is ki tudtuk egészíteni. A faj nemzetségszintű besorolása nem volt helyes, molekuláris filogenetikai eredményeink is alátámasztották, hogy egy új, a Morchellaceae (kucsmagombafélék) családjába tartozó, tudományra új nemzetség képviselője. Ezt a családba sorolást az ultrastruktúrális jellemzők, mint például a Woronin-testek alakja, is megerősítették. A tudományra új nemzetség leírása mellett egy új kombinációt is közöltünk:

Imaia Trappe & Kovács, **gen. nov.**

Imaia gigantea (Imai) Trappe & Kovács, **comb. nov.**

A molekuláris filogenetikai elemzések során a másik két korábbi *Terfezia* faj a Pezizaceae családba rendeződött, de egyértelműen elkülönültek a */Terfezia-Peziza depressa* (*sensu* TEDERSOO és mtsai. 2013) leszármazási vonaltól.

Az egyedi spóramintázatú *Terfezia longii* a csoport bazális részén, minden ismert nemzetségtől és korábban kijelölt leszármazási vonaltól elkülönülten ágazott le, számára egy tudományra új nemzetség elkülönítése, és a faj átsorolása volt indokolt:

Stouffera Kovács & Trappe **gen. nov.**

Stouffera longii (Gilkey) Kovács & Trappe **comb. nov.**

Az egykori *Terfezia spinosa*, melyet először Louisiana területéről, egy folyó mellől gyűjtöttek, de gyűjteménybe került még Nevadából, Mexikóból, és Pakisztánból, Lahore mellől is, hasonlóan egy Mexikó területéről gyűjtött, pontosan nem azonosított anyaghoz, mind a mor-

fológiai jellemzők, mind a molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján a *Mattirolomyces* nemzetségbe tartozott, ezeket új kombinációként és tudományra új fajként írtuk le:

Mattirolomyces spinosus (Harkn.) Kovács, Trappe & Alsheikh **comb. nov.**

Mattirolomyces mexicanus Kovács, Trappe & Alsheikh **sp. nov.**

Ezzel a *Mattirolomyces* nemzetség jelenlétét egy újabb kontinensről igazoltuk, a nemzetségbe tartozó fajok száma pedig ötre emelkedett. Korábban HEALY (2003) mikroszkopikus jellemzők, és részletes ultrastrukturális vizsgálatai során leírta a *Mattirolomyces tiffanyae* fajt Iowából. A molekuláris filogenetikai elemzések, összhangban a korábbi anatómiai, ultrastrukturális jellemzésekkel, egyértelműen igazolták, hogy a gomba a *Mattirolomyces* nemzetségbe sorolása nem volt helyes. Mivel elkülönült minden egyéb nemzetségtől és lezármazási vonaltól a Pezizaceae családban, a faj számára egy tudományra új nemzetséget írtunk le, és oda át is soroltuk:

Temperantia K. Hansen, Healy & Kovács **gen. nov.**

Temperantia tiffanyae (Healy) K. Hansen, Healy & Kovács **comb. nov.**

7.5.3 A *Mattirolomyces terfezioides* vizsgálatai

7.5.3.1 Ultrastruktúra

Mivel az ultrastruktúra-jellemzők fontos rendszertani információkkal bírnak a csészegombák körében, viszont a korábbi *Mattirolomyces* nemzetségről rendelkezésre álló ultrastruktúra-adatok valójában az általunk leírt *Temperantia tiffanyae* fajról származtak. Ezért a *Mattirolomyces* nemzetség típusfajának, a hazánkban homoki elegyes akácokban gyakori, nagy tömegben gyűjtött homoki szarvasgomba Kunfehértói holdrutás erdőben gyűjtött termőtesteiből vizsgáltuk a nemzetség ultrastrukturális jellemzőit. Habár a *Mattirolomyces/Elderia* lezármazási vonal elkülönül az ismert „finom skálás” Pezizaceae vonalaktól (*sensu* HANSEN és mtsai. 2005), a faj esetében a családra jellemző általános ultrastrukturális karakterek meglétét igazoltuk. Jellegzetesen két membránnal indult az askospórák lehatárolódása, és a fejlődő spórafalon, a másodlagos vastagodás közben sapkászerű réteg jelenik meg az ornamentáción. A nem-aszkogén hifák pórúszáinál sokszor jelentős számban találtunk szögletes Woronin-testeket, ilyen formákat, habár más tömlősgombánál előfordulnak, a Pezizaceae családból nem írtak le korábban.

7.5.3.1 Gazdanövények, szklerócium

A homoki szarvasgomba termőtesteinek gyűjtése során növények gyökerét is magukba záró hifatómörödésekkel találtunk, önmagukban is, de a termőtestek minden esetben kapcsolódtak ilyen képletekhez, így ezeket a faj szkleróciumának tekinthettük, hasonlóan a kucsmagombáknál megfigyeltékhez (BUSCOT 1987, 1994; BUSCOT és ROUX 1987). Több növény gyökerein is előfordultak ilyen aggregátumok. A szarvasgomba gazdakörének tisztázása érdekében, az nrDNS ITS-régióra tervezett diagnosztikai PCR segítségével vizsgáltuk az élőhely növényeinek gyökereit, és négy fásszárú valamint három lágy szárú növény gyökerének mintái adtak pozitív PCR-eredményt. Mindegyik növény gyökerében találtunk a *Mattirolomyces terfezioides* kolonizációjára utaló struktúrákat. A széles, AM-képző növények alkotta gazdakör, az újabb városi területen való előfordulás, és a nemzetség nagyon széles geográfiai és diverz élőhelyi elterjedése tovább erősítette azt az elképzelést, hogy az *Mattirolomyces terfezioides* és feltehetően a nemzetség nem tekinthető mikorrhizaképzőnek.

7.6 Molekuláris taxonómiai és filogenetikai módszerek fejlesztése

7.6.1 A gombák DNS-vonalkódja

Megfelelően kiválasztott DNS-vonalkód alapján gyorsan, hatékonyan és nagy biztonsággal lehet azonosítani fajokat, köztük gombafajokat is, akár úgy is, hogy nem kell az adott csoport szakértőjévé válni, és/vagy akkor is, ha az adott élőlényből csak minimális, másfajta azonosítást lehetővé nem tevő minta áll rendelkezésünkre. A sivatagi szarvasgombákon végzett taxonómiai munkáink alapján csatlakoztunk a gombák DNS-vonalkódjának kidolgozására a különböző gombacsoportok szakértőiből összeállt nemzetközi kezdeményezéshez. A revideált madridi gyűjteményből öt *Terfezia* faj bizonyosan az adott taxonhoz tartozó példányaiból szekvenáltuk az összehasonlító elemzés cél régióit (nrDNS SSU, ITS és LSU, és *RPB1*). Összehasonlításában is, de a *Terfezia* fajokat is magába foglaló Pezizomycotina csoportban is az *RPB1* szekvenciák jobb felbontásának bizonyultak, mint az nrDNS ITS-szekvenciái. Ez utóbbi könnyebb és sikeresebb amplifikálhatósága azonban olyan mértékű és jelentőségű előny, mely a DNS-vonalkóddal szembeni gyakorlati elvárásokat is szem előtt tartva, meghaladják azt a minimális hátrányt, amit az esetleges kissé rosszabb felbontás jelent. Mindezek alapján a gombák hivatalos DNS vonalkódjává az nrDNS ITS-szakasz vált.

7.6.2 Az indel-motívumok nrDNS ITS-alapú filogenetikai elemzésekben




A gombák nrDNS ITS-szekvenciái nem csupán DNS-vonalkódként használhatók, de általánosan heterogenitásuk miatt a gombák esetében nemzetségeken belül, (közel) rokon fajok filogenetikai elemzésekor is használják. Több mint 110, a gombák körében korábban filogeneti-

kai elemzésben használt és publikált ITS-adatsor újraelemzésével vizsgáltuk: az adatsorokat négy illesztőprogrammal (algoritmussal) illesztve, különbözik-e az elemzésekkel kapott filogenetikai fák elágazásainak támogatottsága, ha az indel-motívumok („gap”-ek) nem kerültek az elemzésbe, és úgy, hogy ezek binárisan kódolva az elemzésbe kerülnek. Vizsgáltuk továbbá, hogy a „bizonytalanul” illesztett régiók algoritmikus eltávolítása az illesztésekből miként befolyásolja az eredményeket. Általánosságban megállapítottuk, hogy megfelelő, szofisztikált algoritmusok/programok alkalmazása esetén, az indel-motívumok elemzésbe vonása növelte az elágazások támogatottságát, a filogenetikai eredmények megbízhatóságát, és ez különösen jelentős arányú elágazásra volt igaz a „fában” a mélyebb elágazások felé haladva. Tehát az nrDNS ITS-szakaszban, a nukleotid szekvenciákon túl is rejlenek olyan információk, melyek alapján korábbi elágazásokra vonatkozóan nyerhetünk fontos filogenetikai adatokat.










4. Saját közlemények jegyzéke

4.1 A dolgozatban összefoglalt eredmények alapjául szolgáló publikációk

4.1.1 Ektomikorrhizák

- Kovács, G. M. , Jakucs, E. 2006: Morphological and molecular comparison of white truffle ectomycorrhizae. *Mycorrhiza* **16**: 567–574. (IF: 1,813)
- Jakucs, E., Erős-Honti, Zs., Seress, D., Kovács, G. M.  2015. Enhancing our understanding of anatomical diversity in *Tomentella* ectomycorrhizas: characterization of six new morphotypes. *Mycorrhiza* **25**: 419–429. (IF: 3,252)
- Seress, D., Dima, B., Kovács, G. M.  2016. Characterisation of seven *Inocybe* ectomycorrhizal morphotypes from a semiarid woody steppe. *Mycorrhiza* **26**: 215–225. (IF: 3,047)

4.1.2 Arbuszkuláris mikorrhizák

- Kovács, G. M. , Balázs, T., Péntes, Zs. 2007. Molecular study of the arbuscular mycorrhizal fungi colonizing the sporophyte of the eusporangiate rattlesnake fern (*Botrychium virginianum*, Ophioglossaceae). *Mycorrhiza* **17**: 597–605. (IF: 2,077)
- Błaszowski, J. , Kovács, G. M., Balázs, T. 2009. *Glomus perpusillum*, a new arbuscular mycorrhizal fungus. *Mycologia* **101**: 247–255. (IF: 1,587)
- Błaszowski, J. , Ryszka, P., Koegel, S., Wiemken, A., Oehl, F., Kovács, G. M., Redecker, D. 2009. *Glomus achrum* and *G. bistratum*, two new species of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Botany* **87**: 260–271. (IF: 0,904)
- Błaszowski, J. , Kovács, G. M., Balázs, K. T., Orłowska, E., Sadravi, M., Wubet, T., Buscot, F. 2010. *Glomus africanum* and *G. iranicum*, two new species of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycologia* **102**: 1450–1462. (IF: 1,641)
- Błaszowski, J. , Kovács, G. M., Gáspár, B. K., Balázs, K. T., Buscot, F., Ryszka, P. 2012. The arbuscular mycorrhizal *Paraglomus majewskii* sp. nov. represents a distinct basal lineage in Glomeromycota. *Mycologia* **104**: 148–156. (IF: 2,110)
- Błaszowski, J. , Chwat, G., Kovács, G. M., Gáspár, B. K., Ryszka, P., Orłowska, E., Pagano, M. C., Araújo, F. S., Wubet, T., Buscot, F. 2013. *Septoglomus fuscum* and *S. furcatum*, two new species of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycologia* **105**: 670–680. (IF: 2,128)
- Błaszowski, J. , Chwat, G., Góralaska, A., Ryszka, P., Kovács, G. M. 2015. Two new genera, *Dominikia* and *Kamienskia*, and *D. disticha* sp. nov. in Glomeromycota. *Nova Hedwigia* **100**: 225–238. (IF: 0,876)
- Balázs, T. K. ^{*}, Błaszowski, J. ^{*}, Chwat, G., Góralaska, A., Gáspár, B. K., Lukács, A. F., Kovács, G. M.  2015. Spore-based study of arbuscular mycorrhizal fungi of semiarid sandy areas in Hungary, with *Diversispora jakucsiae* sp. nov. *Mycological Progress* **14**: 1021. (IF: 1,572)
- Błaszowski, J. , Furrázola, E., Chwat, G., Góralaska, A., Lukács, A. F., Kovács, G. M. 2015. Three new arbuscular mycorrhizal *Diversispora* species in Glomeromycota. *Mycological Progress* **14**: 105. (IF: 1,572)

4.1.3 Sötét szeptált endofiton gombák

- Knapp, D. G., Pintye, A., Kovács, G. M. 2012. The dark side is not fastidious – dark septate endophytic fungi of native and invasive plants of semiarid sandy areas. *PLoS ONE* **7**: e32570. (IF: 3,730)
- Knapp, D. G., Kovács, G. M., Zajta, E., Groenewald, J. Z., Crous, P. W. 2015. Dark septate endophytic pleosporalean genera from semiarid areas. *Persoonia* **35**: 87–100. (IF: 5,725)
- Knapp, D. G., Kovács, G. M. 2016. Interspecific metabolic diversity of root colonizing endophytic fungi revealed by enzyme activity tests. *FEMS Microbiology Ecology* **92**: fiw190. (IF: 3,720)

4.1.4 Sivatagi szarvasgombák és rokon taxonok

- Kovács, G. M., Jakucs, E., Bagi, I. 2007. Identification of host plants and description of sclerotia of the truffle *Mattirolomyces terfezioides*. *Mycological Progress* **6**: 19–26. (IF: 1,259)
- Kovács, G. M., Trappe, J. M., Alsheikh, A. M., Bóka, K., Elliott, T. F. 2008. *Imaia*, a new truffle genus to accommodate *Terfezia gigantea*. *Mycologia* **100**: 930–939. (IF: 2,359)
- Kovács, G. M., Martín, M. P., Calonge F. D. 2009. First record of *Mattirolomyces terfezioides* from the Iberian Peninsula: its southern- and westernmost locality. *Mycotaxon* **110**: 235–330. (IF: 0,574)
- Healy, R. A., Kovács, G. M. 2010. Ultrastructural observations on the ascomata and ascospores of the truffle *Mattirolomyces terfezioides*. *Botany* **88**: 85–92. (IF: 1,098)
- Trappe, J. M., Kovács, G. M., Claridge, A. W. 2010. Comparative taxonomy of desert truffles of the Australian Outback and African Kalahari. *Mycological Progress* **9**: 131–143. (IF: 1,266)
- Trappe, J. M., Kovács, G. M., Claridge, A. W. 2010. Validation of the new combination *Mattirolomyces austroafricanus*. *Mycological Progress* **9**: 145.
- Kovács, G. M., Trappe, J. M., Alsheikh, A. M., Hansen, K., Healy, R. A., Vági, P. 2011. *Terfezia* disappears from the American truffle mycota as two new genera and *Mattirolomyces* species emerge. *Mycologia* **103**: 831–840. (IF: 2,031)
- Kovács, G. M., Balázs, T. K., Calonge, F. D. Martín, M. P. 2011. The diversity of *Terfezia* desert truffles: new species and a highly variable species complex with intrasporocarpic nrDNA ITS heterogeneity. *Mycologia* **103**: 841–853. (IF: 2,031)
- Kovács, G. M., Trappe, J. M. 2014. Nomenclatural history and genealogies of desert truffles. In: Kagan-Zur, V., Roth-Bejerano, N., Sitrit, Y., Morte, A. (eds) Desert Truffles. Phylogeny, Physiology, Distribution and Domestication. Springer Berlin Heidelberg, pp. 21–37. (könyvfejezet)

4.1.5 Módszertani vonatkozású publikációk

- Vági, P., Knapp, D. G., Kósa, A., Seress, D., Horváth, Á. N., Kovács, G. M. 2014. Simultaneous specific in planta visualization of root colonizing fungi using fluorescence *in situ* hybridization (FISH). *Mycorrhiza* **24**: 259–266. (IF: 3,459)
- Nagy, L. G., Kocsubé, S., Csanádi, Z., Kovács, G. M., Petkovics, T., Vágvolgyi, Cs., Papp, T. 2012. Re-Mind the gap! Insertion – deletion data reveal neglected phylogenetic potential of the nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) of fungi. *PLoS ONE* **7**: e49794. (IF: 3,730)
- Schoch, C. L., Seifert, K. A., Fungal Barcoding Consortium (... Kovács, G. M. ...) 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **109**: 6241–6246. (IF: 9,737)

4.2 A dolgozat fő témáihoz kapcsolódó egyéb és korábbi publikációk

- Schoch, C. L., Robbertse, B. és mtsai. (... Kovács, G. M. ...) 2014. Finding needles in haystacks: linking scientific names, reference specimens and molecular data for Fungi. *Database* **2014**: bau061. (IF: 3,372)
- Trappe, J. M., Kovács, G. M., Weber, N. S. 2014. Ecology and distribution of desert truffles in Western North America. In: Kagan-Zur, V., Roth-Bejerano, N., Sitrit, Y., Morte, A. (eds) *Desert Truffles. Phylogeny, Physiology, Distribution and Domestication*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 107–120. (könyvfejezet)
- Kottke, I., Kovács, G. M. 2014. Mycorrhizae – rhizosphere determinants of plant communities. What can we learn from the tropics?, Eshel, A., Bееckman, T. (eds) *Plant Roots: The Hidden Half* (4th ed). CRC Press, Taylor & Francis Group. pp: 40-1–40-10. (könyvfejezet)
- Seress, D., Kovács, G. M., Jakucs, E. 2012. *Cortinarius saturninus* (Fr.) Fr.+ *Salix alba* L. – *Descriptions of Ectomycorrhizae* **13**: 33–38.
- Kovács, G. M.^{*}, Jankovics, T.^{*}, Kiss, L. 2011. Variation in the nrDNA ITS sequences of some powdery mildew species: Do routine molecular identification procedures hide valuable information? *European Journal of Plant Pathology* **131**: 135–141. (IF: 1,413)
- Nagy, L. G., Petkovics, T., Kovács, G. M., Voigt, K., Vágvölgyi, Cs., Papp, T. 2011. Where is the unseen fungal diversity hidden? A study of *Mortierella* reveals a high contribution of reference collections to the identification of fungal environmental sequences. *New Phytologist* **191**: 789–794. (IF: 6,645)
- Kovács, M. G. 2008. Magyarországi növények mikorrhizáltsági vizsgálatának összefoglalása. Mit mondhatnak ezek az adatok? *Kitaibelia* **13**: 62–73.
- Erős-Honti Zs., Jakucs, E., Kovács, G. M. 2008. “*Helianthemirhiza ochraceobrunnescens*” + *Helianthemum canum* (L.) Baumg.. *Descriptions of Ectomycorrhizae* **11/12**: 71–75.
- Erős-Honti Zs., Kovács, G. M., Szedlay, Gy., Jakucs, E. 2008. Morphological and molecular characterization of *Humaria* and *Genea* ectomycorrhizae from Hungarian deciduous forests. *Mycorrhiza* **18**: 133–143. (IF: 2,205)
- Jakucs, E., Kovács, G. M., Szedlay, Gy., Erős-Honti Zs. 2005. Morphological and molecular diversity and abundance of tomentelloid ectomycorrhizae in broad-leaved forests of the Hungarian Plain. *Mycorrhiza* **15**: 459–470. (IF: 1,753)
- Jakucs, E., Kovács, G. M., Agerer, R., Romsics, Cs., Erős-Honti Zs. 2005. Morphological-anatomical characterization and molecular identification of *Tomentella stuposa* ectomycorrhizae and related anatomotypes. *Mycorrhiza* **15**: 247–258. (IF: 1,753)
- Kovács, G. M., Kottke, I., Oberwinkler, F. 2003. Light and electron microscopic study on the mycorrhizae of sporophytes of *Botrychium virginianum* – arbuscular structures resembling fossil forms. *Plant Biology* **5**: 574–580. (IF: 1,420)
- Kovács, G. M., Vágvölgyi, Cs., Oberwinkler, F. 2003. *In vitro* interaction of the truffle *Terfezia terfezioides* with *Robinia pseudoacacia* and *Helianthemum ovatum*. *Folia Microbiologica* **48**: 369–378. (IF: 0,857)
- Kovács, G. M., Szigetvári, Cs. 2002. Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain. *Phyton – Annales Rei Botanicae* **42**: 211–223. (IF: 0,103)

- Kovács, G. M., Rudnóy, Sz., Vágvölgyi, Cs., Lásztity, D., Rácz, I., Bratek, Z. 2001. Intraspecific invariability of the ITS region of rDNA of *Terfezia terfezioides* in Europe. *Folia Microbiologica* **46**: 423–426. (IF: 0,776)
- Kovács, G. M., Bagi, I. 2001. Mycorrhizal status of a mixed deciduous forest from the Great Hungarian Plain with special emphasis on the potential mycorrhizal partners of *Terfezia terfezioides* (Matt.) Trappe. *Phyton – Annales Rei Botanicae* **41**: 161–168. (IF: 0,275)
- Díez, J., Manjón, J.L., Kovács, G. M., Celestino, C., Toribio, M. 2000. Mycorrhization of vitroplants raised from somatic embryos of cork oak (*Quercus suber* L.). *Applied Soil Ecology* **15**: 119–123. (IF: 1,067)
- Kovács, G. M., Jakucs, E., Manjón, J. L., Esteve-Raventós, F., Díez, J. 2002. *Cortinarius hinnuleus* Fr. + *Betula celtiberica* Rothm. et Vasc. *Descriptions of Ectomycorrhizae* **6**: 7–11.
- Kovács, G. M., Jakucs, E. 2001. “*Helianthemirhiza hirsuta*” + *Helianthemum ovatum* (Viv.) Dun.. *Descriptions of Ectomycorrhizae* **5**: 49–53.

4.3 Egyéb mikológiai publikációk

- Váczy, K. Z., Márk, N. Z., Csikós, A., Kovács, G. M., Kiss, L. 2017. *Dothiorella omnivora* isolated from grapevine with trunk disease symptoms in Hungary. *European Journal of Plant Pathology* (online early) (IF: 1,478)
- Nagy, L. G., Tóth, R., Kiss, E., Slot, J., Gácsér, A., Kovács, G. M. 2017. Six Key Traits of Fungi: Their Evolutionary Origins and Genetic Bases. *Microbiology Spectrum* **5**: FUNK-0036-2016.
- Jung, T., Scanu, B., Bakonyi, J., Seress, D., Kovács, G. M., Durán, A., Sanfuentes von Stowasser, E., Schena, L., Mosca, S., Thu, P. Q., Nguyen, C. M., Fajardo, S., González, M., Pérez-Sierra, A., Rees, H., Cravador, A., Maia, C., Horta Jung, M. 2017. *Nothophytophthora* gen. nov., a new sister genus of *Phytophthora* from natural and semi-natural ecosystem. *Persoonia* **39**: 143–174. (IF: 7,511)
- Jung, T., Jung, M. H., Scanu, B., Seress, D., Kovács, G. M., Maia, C., Pérez-Sierra, A., Chang, T-T., Chandelier, A., Heungens, K., van Poucke, K., Abad-Campos, P., León, M., Cacciola, S. O., Bakonyi, J. 2017. Six new *Phytophthora* species from ITS Clade 7a including two sexually functional heterothallic hybrid species detected in natural ecosystems in Taiwan. *Persoonia* **38**: 100–135. (IF: 7,511)
- Tanner, R. A., Ellison, C. A., Seier, M. K., Kovács, G. M., Kassai-Jäger, E., Bereczky, Z., Varia, S., Djeddour, D., Singh, M. C., Csiszár, Á., Csontos, P., Kiss, L., Evans, H. C. 2015. *Puccinia komarovii* var. *glanduliferae* var. nov.: a fungal agent for the biological control of Himalayan balsam (*Impatiens glandulifera*). *European Journal of Plant Pathology* **141**: 247–266. (IF: 1,494)
- Tollenaere, C., Pernechele, B., Mäkinen, H., Parratt, S., Németh, M., Kovács, G. M., Kiss, L., Tack, A., Laine, A.-L. 2014. A hyperparasite affects the population dynamics of a wild plant pathogen. *Molecular Ecology* **23**: 5877–5887.
- Nagy, L. G., Ohm, R. A., Kovács, G. M., Floudas, D., Riley, R., Gácsér, A., Sipiczki, M., Davis, J. M., Doty, S. L., de Hoog, G. S., Lang, B. F., Spatafora, J. W., Martin, F. M., Grigoriev, I. V., Hobbitt, D. S. 2014. Latent homology and convergent regulatory evolution underlies the repeated emergence of yeasts. *Nature Communications* **5**: 4471. (IF: 11,47)
- Pintye, A., Bereczky, Z., Kovács, G. M., Nagy, L. G., Xu, X., Legler, S. E., Váczy, Z., Váczy, K. Z., Caffi, T., Rossi, V., Kiss, L. 2012. No indication of strict host associations in a widespread mycoparasite: grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*) is attacked by phylogenetically distant *Ampelomyces* strains in the field. *Phytopathology* **102**: 707–716. (IF: 2,968)

- Bakonyi, J., Vajna, L., Szeredi, A., Tímár, E., Kovács, G. M., Csősz, M., Varga, A. 2011. First Report of *Sclerotium cepivorum* causing white rot of garlic in Hungary. *New Disease Reports* **23**: 5.
- Kiss, L., Pintye, A., Kovács, G. M., Jankovics, T., Fontaine, M. C., Harvey, N., Xu, X., Nicot, P. C., Bardin, B., Shykoff, J. A., Giraud, T. 2011. Temporal isolation explains host-related genetic differentiation in a group of widespread mycoparasitic fungi. *Molecular Ecology* **20**: 1492–150. (IF: 5,522)
- Lőrincz, L., Preininger, É., Kósa, A., Pónyi, T., Nyitrai, P., Sarkadi, L., Kovács, G. M., Böddi, B., Gyurján I. 2010: Artificial tripartite symbiosis involving a green alga (*Chlamydomonas*), a bacterium (*Azotobacter*) and a fungus (*Alternaria*): morphological and physiological characterization. *Folia Microbiologica* **55**: 393–400. (IF: 0,977)
- Kiss, L., Jankovics, T., Kovács, G. M., Daugherty, M. L. 2008. *Oidium longipes*, a new powdery mildew fungus on petunia in the USA: a potential threat to ornamental and vegetable solanaceous crops. *Plant Disease* **92**: 818–825. (IF: 1,874)
- Jankovics, T., Bai, Y., Kovács, G. M., Bardin, M., Nicot, P. C., Toyoda, H., Matsuda, Y., Niks R. E., Kiss, L. 2008. *Oidium neolycopersici*: Intra-specific variability inferred from AFLP analysis and relationship with closely related powdery mildew fungi infecting various plant species. *Phytopathology* **98**: 529–540. (IF: 2,192)
- Vági, P., Kovács, G. M., Kiss, L. 2007. Host range expansion in a powdery mildew fungus (*Golovinomyces* sp.) infecting *Arabidopsis thaliana*: *Torenia fournieri* as a new host. *European Journal of Plant Pathology* **117**: 89–93. (IF: 1,482)
- Liang, C., Yang, J., Kovács, G. M., Szentiványi, O., Li, B., Xu, X. M., Kiss, L. 2007: High genetic diversity of *Ampelomyces* mycoparasites isolated from different powdery mildew fungi in China. *Fungal Diversity* **24**: 225–240. (IF: 3,593)
- Szentiványi, O., Kiss, L., Russell, J. C., Kovács, G. M., Varga, K., Jankovics, T., Lesemann, S., Xu, X-M., Jeffries, P. 2005: *Ampelomyces* mycoparasites from apple powdery mildew are identified as a distinct group based on single-stranded conformation polymorphism analysis of the rDNA ITS region. *Mycological Research* **109**: 429–438. (IF: 1,572)

* megosztott elsőszerek

5. Tudománymetriai adatok

Teljes tudományos cikk nemzetközi folyóiratban	57
Teljes tudományos cikk hazai idegennyelvű folyóiratban	3
Teljes tudományos cikk, rövid közlemény	1
Összes/független hivatkozás	2034/1445
DNS-vonalkód cikk nélkül:	910/625
Összesített impakt faktor	143,4
Hirsch index	19
Az értekezés alapjául szolgáló közlemények összesített impakt faktora:	61,5
DNS-vonalkód cikk nélkül:	51,7

6. Felhasznált irodalom

- Bhattacharya D, Yoon HS, Hedges SB, Hackett JD 2009. Eukaryotes (Eukaryota). In: Hedges SB, Kumar S (eds.) *The Timetree of Life*, Oxford University Press, pp. 116–120.
- Bonito GM, Gryganskyi AP, Trappe JM, Vilgalys R 2010. A global meta-analysis of *Tuber* ITS rDNA sequences: species diversity, host associations and long-distance dispersal. *Mol Ecol* 19: 4994–5008.
- Brundrett MC 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol* 154: 275–304.
- Buscot F 1987. Field observation and development of *Morchella rotunda* and *Mitrophora semilibera* in relation to forest soil temperature. *Can J Bot* 67: 589–593.
- Buscot F 1994. Ectomycorrhizal types and endobacteria associated with ectomycorrhizas of *Morchella elata* (Fr.) Boudier with *Picea abies* (L.) Karst. *Mycorrhiza* 4: 223–232.
- Buscot F, Roux J 1987. Association between living roots and ascocarps of *Morchella rotunda*. *Trans Br Mycol Soc* 89: 249–252.
- Hansen K, Lobuglio KF, Pfister DH 2005. Evolutionary relationships of the cup-fungus genus *Peziza* and *Pezizaceae* inferred from multiple nuclear genes: RPB2, b-tubulin and LSU rDNA. *Mol Phylogenet Evol* 36: 1–23.
- Hawksworth DL 1991. The fungal dimension of biodiversity: magnitude significance, and conservation. *Mycol Res* 95: 641–655.
- Hawksworth DL 2001. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. *Mycol Res* 105: 1422–1432.
- Hawksworth DL, Lücking R 2017. Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *Microbiol Spectr* 5: doi:10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016.
- Healy RA 2003. *Mattirolomyces tiffanyae*, a new truffle from Iowa, with ultrastructural evidence for its classification in the *Pezizaceae*. *Mycologia* 95: 765–772.
- Hedges SB, Blair JE, Venturi ML, Shoe JL 2004. A molecular timescale of eukaryote evolution and the rise of complex multicellular life. *BMC Evol Biol* 4: 2.
- Jumpponen A, Trappe JM 1998. Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. *New Phytol* 140: 295–310.
- Keeling PJ, Burger G, Durnford DG, Lang BF, Lee RW és mtsai. 2005. The tree of eukaryotes. *Trends Ecol Evol* 20: 670–676.
- Kenrick P, Crane PR 1997. The origin and early evolution of plants on land. *Nature* 389: 33–39.
- Khidir HH, Eudy DM, Porras-Alfaro A, Herrera J, Natvig DO és mtsai. 2010. A general suite of fungal endophytes dominate the roots of two dominant grasses in a semiarid grassland. *J Arid Environ* 74: 35–42.
- Kovács GM, Kottke I, Oberwinkler F 2003. Light and electron microscopic study on the mycorrhizae of sporophytes of *Botrychium virginianum* – arbuscular structures resembling fossil forms. *Plant Biol* 5: 574–580.
- Krüger M, Stockinger H, Krüger C, Schüssler A 2009. DNA-based species level detection of Glomeromycota: one PCR primer set for all arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol* 183: 212–223.
- Lee J, Lee S, Young JPW 2008. Improved PCR primers for the detection and identification of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiol Ecol* 65: 339–349.
- O'Brien HE, Parrent JL, Jackson JA, Moncalvo JM, Vilgalys R 2005. Fungal community analysis by large-scale sequencing of environmental samples. *Appl Environ Microbiol* 71: 5544–5550.
- Redecker D 2000. Specific PCR primers to identify arbuscular mycorrhizal fungi within colonized roots. *Mycorrhiza* 10: 73–80.
- Redecker D, Hijri I, Wiemken A 2003. Molecular identification of arbuscular mycorrhizal fungi in roots: perspectives and problems. *Folia Geobot* 38: 113–124.
- Rodriguez RJ, White JF Jr, Arnold AE, Redman RS 2009. Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytol* 182: 314–330.
- Schmit JP, Mueller GM 2007. An estimate of the lower limit of global fungal diversity. *Biodivers Conserv* 16: 99–111.
- Schwarzott D, Walker C, Schüßler A 2001. *Glomus*, the largest genus of the arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales), is non-monophyletic. *Mol Phylogenet Evol* 21: 190–197.

- Selosse M-A, Le Tacon F 1998. The land flora: a phototroph-fungus partnership? *Trends Ecol Evol* 13: 15–20.
- Shavit E 2014. The history of desert truffle use. In: Kagan-Zur V, Roth-Bejerano N, Sitrit Y, Morte A (eds.) *Desert Truffles. Phylogeny, Physiology, Distribution and Domestication*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 217–241.
- Simon L, Bousquet J, Lévesque C, Lalone M 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363: 67–69.
- Stubblefield SP, Taylor TN, Trappe JM 1987. Fossil mycorrhizae: a case study for symbiosis. *Science* 237: 59–60.
- Taylor, TN Osborn, JM 1996. The importance of fungi in shaping the paleoecosystem. *Rev Palaeobot Palynol* 90: 249–262.
- Tedersoo L, Smith ME 2013. Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. *Fungal Biol Rev* 27: 83–99.
- Thiers HD 1984. "The secotioid syndrome." *Mycologia* 76: 1–8.
- Vandenkoornhuyse P, Quaiser A, Duhamel M, Le Van A, Dufresne A 2015. The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytol* 206: 1196–1206.
- Wubet T, Weiss M, Kottke I, Teketay D, Oberwinkler F 2006. Phylogenetic analysis of nuclear small subunit rDNA sequences suggests that the endangered African Pencil Cedar, *Juniperus procera*, is associated with distinct members of *Glomeraceae*. *Mycol Res* 110: 1059–69.